# Biologische Beobachtungen an schwedischen Notonecta-Arten.

Von

#### OSSIAN LARSÉN.

Die Gattung Notonecta ist in Schweden durch vier distinktere Formen, glauca, lutea, furcata und maculata, vertreten, deren gegenseitige systematische Stellung lange sehr unklar gewesen ist.

Glauca und lutea sind im allgemeinen als zwei verschiedene Arten aufgefasst worden, obgleich auch hinsichtlich der Abweichungen der beiden Formen voneinander mit Rücksicht anf die Biologie die Ansicht geltend gemacht worden ist, dass sie zwei sai-

sondimorphe Varietäten der gleichen Art darstellen.

Furcata und maculata sind von gewissen Verfassern (EDWARDS 1918 u. a.), vor allem bei dem Gedanken an das behauptete Fehlen von Zwischenformen, als besondere Arten aufgefasst worden, aber im allgemeinen sind sie für Varietäten von glauca (KIRKALDY 1897, OSHANIN 1912) gehalten worden. Diese Auffassung war vielleicht die naürlichste, solange man nur äussere Charaktere berücksichtigt hat. Seitdem man indessen den Bau der Genitalsegmente und die äusseren sowohl weiblichen wie männlichen Genitalanhänge in einer Art untersucht hat, wie dies schon früher für amerikanische Arten geschehen ist (HUNGERFORD 1919), hat man festgestellt, dass diese Organe einen für die verschiedenen Formen spezifischen Bau besitzen. KIRKALDY erwähnt, dass er eine derartige Untersuchung der Notonecta-Arten auszuführen beabsichtigt hatte, dass es ihm aber nicht gelungen ware für die untersuchten Arten spezifische Eigenschaften zu konstatieren. Später hat DESPAX (1922) Unterschiede im Bau der betreffenden Organe zwischen glauca und maculata nachgewiesen, machte aber in bezug auf furcata geltend, dass diese Form in erwähnter Hinsicht ganz mit glauca übereinstimme. Poisson (1922 und 1924) hat jedoch auch zwischen diesen beiden letztgenannten Formen deutliche Unterschiede in bezug auf den Bau der äusseren Genitalien nachgewiesen. Zweifellos stehen diese beiden Formen einander näher als irgendeiner der übrigen und im südlichen Frankreich gibt es in bezug auf die Farbe Übergangsformen zwischen ihnen. Bei einer

vergleichenden Untersuchung von furcata-Exemplaren aus dem nördlichen Frankreich und aus Klein-Asien ist es Poisson (1925) sogar gelungen eine gewisse Variation hinsichtlich des Baues der männlichen Gonapophysen nachzuweisen, insofern als Exemplare aus Klein-Asien in dieser Hinsicht sich glauca näherten. Poisson äussert die Ansicht, dass furcata eine im Werden begriffene Art (»espèce naissante») sei, dass sie also im Begriff stehe sich von glauca zu separieren. DELCOURT (1909) hat beobachtet, dass furcata-Individuen aus Süd-Frankreich miteinander oder mit Individuen der anderen Varietät aus Nordfrankreich kopulieren (Amphimixie), während nordfranzösische Exemplare der beiden Formen nicht miteinander kopulieren (Amixie). Poisson hat aber im Aquarium beobachtet, dass Individuen des einen Geschlechts der einen Form, zusammengeführt mit Individuen des entgegengesetzten Geschlechts der anderen, kopulieren, auch wenn die Exemplare aus nördlichen Lokalen in Frankreich herstammen.

Biologisch gibt es mehrere interessante Unterschiede (in bezug auf das Legen der Eier, die Überwinterung etc.) zwischen glauca, lutea und maculata, während furcata soweit bekannt in dieser Hin-

sicht mit glauca übereinstimmt.

Glauca, die häufigste der schwedischen Notonecta-Arten, kommt in Schweden laut Angabe von ZETTERSTEDT (1840) bis hinauf nach Lappland vor. Lutea, die mit Hinsicht auf das ganze geographische Verbreitungsgebiet der Art eine nördliche Art darstellt, die in Südeuropa und Nordafrika wie auch im westlichen Europa, Frankreich und England, fehlt, wird in unserem Land nördlich bis Härjedalen und Ängermanland angetroffen. Beide nun genannten Arten findet man im allgemeinen in stillstehenden seltener in langsam fliessenden Gewässern. In den von mir untersuchten Gebieten fehlt glauca selten in Teichen und Seen, während lutea bald hier bald dort auftritt. Das eine Jahr kann sie in dem einen Teich angetroffen werden, von dem sie im Jahre darauf vielleicht verschwunden ist um anstatt dessen in anderen Teichen aufzutreten. Weniger oft fehlt glauca in Wassersammlungen, wo lutea vorkommt. Eine Angabe für ein solches Lokal besitze ich aus Aneboda in Småland.

DELCOURT (1909), der eine vortreffliche Übersicht über die geographische Verbreitung der europäischen Notonecta-Arten gegeben hat, erwähnt, dass die Nordgrenze für maculata über das südliche England, nördliche Frankreich und Dänemark verläuft. Im nordöstlichen Deutschland und in Russland fehlt die Art. Er ist der Ansicht, dass die Art sich in Verbreitung nach Norden befindet. Die erste Mitteilung über einen Fund dieser Art in unserem Land stammt von Lundblad (1923). Die Art ist in Schweden an folgenden Lokalen angetroffen worden:

Trollenäs (leg. ROSÉN, Angabe veröffentlicht von LUNDBLAD). Röstånga (leg. LINDSTRÖM) in einem Zufluss vom Rönneån. Billinge, im Rönneån, wo ich dieselbe erbeutet habe.

Diese Art scheint fliessendes Wasser vorzuziehen. Laut DEL-COURT hält sie sich gern an sonnigen Plätzen auf. An der Fundstelle in Billinge wurde sie zusammen mit glauca an einem stark sonnenexponierten Ufer, wo die Strömung nicht besonders stark



Fig. 1. Fundorte für Notonecta furcata • und maculata I in Schonen.

war, in der aus *Juncus*- und *Sparganium*-Arten sowie *Potamogeton natans* bestehenden Vegetation angetroffen. Die Fundstelle in Röstånga ist schattenreicher.

Furcata habe ich selbst nicht Gelegenheit gehabt in der Natur zn beobachten. Die Funde dieser Form in unserem Lande stammen, soweit mir bekannt, alle aus dem vorigen Jahrhundert, während die genannten maculata-Funde in späteren Jahren gemacht worden sind. Beide Arten sind nur im westlichen Schonen angetroffen worden (siehe Fig. 1). Von furcata sind mir folgende Fundlokale bekannt:

Lund [leg. FALLÉN (1829), der sie in \*fossis ad templum Closter Lundæ\* erbeutet hat, und Thomson (Ex. im Ent. Mus. Lund)].

Abusa, Hällestad [leg. ZETTERSTEDT (Ex. im Ent. Mus. Lund)].

Ringsjön [leg. Thomson (Ex. im Ent. Mus. Lund)].

Jonstorp und Farhult [leg. WALLENGREN (Ex. in Mus. Malmö)].

Herrevadskloster [leg. ROTH (1896-97)].

Ferner ist in BOHEMAN's Sammlung im Reichsmuseum in Stockholm ein Exemplar vorhanden, das auch in Schonen erbeutet worden ist.

## Begattung und Eiablage.

Zwischen den drei Arten glauca, lutea und maculata gibt es

interessante biologische Unterschiede.

Glauca und wohl auch furcata überwintern als Imagines. Die Begattung und jedenfalls die Eiablage findet nicht vor dem Frühjahr statt. Die Kopulation soll laut Wesenberg-Lund (1915) in Dänemark bei glauca auch im Herbst eintreffen können, in unserem Land dürfte dies aber seltener vorkommen. Individuen der Art, die ich in Aquarien im Herbst zusammengebracht habe, haben nie eine Neigung zu Kopulation gezeigt. Ich habe eine grosse Anzahl von glauca-Weibchen untersucht, die in verschiedenen Jahren im Spätherbst, im Oktober oder November, eingefangen worden sind; alle haben sehr unentwickelte innere Geschlechtsorgane gehabt. Es ist möglich, dass in gewissen Fällen, wo in der Literatur angegeben wird, dass bei dieser Art eine Kopulation im Herbst stattfinden kann, eine Verwechselung mit einer der anderen Arten vorliegt.

Die von mir im Frühjahr am frühesten beobachteten Kopulationen zwischen *glauca*-Individuen fanden Ende März statt. Von dieser Zeit an können Kopulationen bis anfangs Juni beobachtet

werden.

Die Imagines leben nicht länger als ein Jahr. Ältere Imagines kann man noch im Juli sehen, wo schon die Imagines der Jahresgeneration aufzutreten beginnen. Es ist leicht zu entscheiden, welche Imagines überwintert haben und welche dem neuen Jahr angehören, da die letzteren stets ein bedeutend frischeres Aussehen haben.

Die Zeit für die Kopulation von *lutea* liegt im Sommer, Ende Juli-Anfang September, also nur kurze Zeit nachdem die Individuen in das Imagostadium gelangt sind. Gleichzeitig findet die Eiablage statt. Die Art überwintert als Eier und nicht in der Regel als Imago, obgleich dies laut WESENBERG-LUND (1915) zuweilen der Fall sein kann.

Hinsichtlich maculata kann ich die Angaben von JORDAN (1928) bestätigen. Er sagt, dass die Kopulation im Herbst im September und Oktober stattfindet, zu welcher Zeit auch die Eiablage beginnt. Sie wird erst im folgenden Frühjahr abgeschlossen, weshalb die Art also teils als Eier teils als Imago überwintert. Beim Einsammeln von maculata-Individuen im Rönneån am 23. September erhielt ich auch ein Paar in Kopulation. Ob die Art in unserem Land als Imago überwintert, weiss ich nicht, halte es aber für möglich. Die im Vorstehenden erwähnten Funde von Röstånga und Billinge wurden beide im Herbst gemacht. Trotz eifrigen Suchens ist es mir noch nicht gelungen an den genannten

Plätzen ein Exemplar im Frühjahr aufzutreiben.

Die Kopulation findet bei allen drei von mir untersuchten Arten in ähnlicher Weise statt. Sie erfolgt also bei sämtlichen rechtsseitig, d. h. das Männchen biegt bei der Begattung die Hinterkörperspitze um den rechten Abdominalrand des Weibchens, worauf die Geschlechtsorgane zusammengeführt werden. In einer früheren Arbeit (LARSÉN 1927) habe ich geltend gemacht, dass die Kopulation bei glauca zuweilen rechtsseitig, zuweilen linksseitig sein kann. Laut LEHMANN (1923) sollte sie linksseitig sein, wie ja deutlich aus seiner langen Beschreibung der Stellung der Individuen zueinander während der Begattung hervorgeht. WESEN-BERG-LUND (1913) sagt, dass das Männchen bei der Begattung nach links gedreht sitzt. Vielleicht liegt hier ein Irrtum meinerseits vor, als ich diese Äusserung als eine Behauptung deutete, dass die Kopulation linksseitig ist. HUNGERFORD gibt die Begattung bei der amerikanischen Art irrorata als linksseitig an: »the male usually occupying a position to the left side of the female». Selbst war ich davon überzeugt gewesen, dass ich ein glauca-Paar in linksseitiger Kopulation in der Natur beobachtet hatte, bin aber jetzt zur Annahme geneigt, dass ich mich geirrt habe. Zuweilen kann man nämlich die Tiere sich umklammernd sehen ohne dass die Geschlechtsorgane vereint sind, wobei sie zuweilen eine andere Stellung im Verhältnis zueinander einnehmen können als beim Kopulationsakt selbst. Ich habe später Hunderte von Kopulationen beobachtet und immer sind sie rechtsseitig gewesen. Die Abdominalsegmente scheinen allerdings ganz symmetrisch zu sein, was ja zur Annahme führen könnte, dass die Kopulation von beiden Seiten stattfinden könnte, aber das ist in der Tat nicht der Fall. Wie ich in einem anderen Zusammenhang zeigen will, müssen bei der Kopulation die Segmente in einer gewissen Weise ausgestreckt werden, dies wahrscheinlich auf Grund eines asymmetrischen Baues der Intersegmentalmembran oder der Muskulatur.

In meinen Aquarien habe ich Individuen von glauca und 15-30842. Entomol. Tidskr. Arg. 51. Häft. 3-4. (1930).

maculata in Kopula zu keinen anderen Tageszeiten als am Abend und während der Nacht, dagegen nie am Tage beobachtet. Im Freien kann man indessen kopulierende Individuen oft mitten am Tage ins Netz bekommen. Möglicherweise haben diese die Kopulation schon während der Nacht begonnen. Lutea habe ich oft im Aquarium am Tage namentlich am Morgen beim Kopulieren gesehen.

Die Tiere liegen bei der Kopulation gern in Ruhestellung unter der Wasseroberfläche, sitzen aber meistens unten im Wasser

an Pflanzenteilen.

Die Zeit, während der die beiden Geschlechter vereint sein können, kann sich über mehrere Stunden erstrecken, wobei die Individuen die Genitalsegmente beständig vereint haben. Dies im Gegensatz zu z. B. Nepa cinerea, bei welcher Art die Kopulation oft unterbrochen wird. Bei Gerris-Arten kann man das Männchen ja oft stundenlang am Rücken des Weibchens sitzen sehen ohne dass eine Begattung stattfindet. Laut LEHMANN (1923) und WEBER (1930) beträgt die Dauer der Kopulation bei glauca nur 2 Minuten, was mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmt.

Kopulation und Eiablage wechseln miteinander ab.

Jedes Weibchen legt eine grosse Anzahl Eier. JORDAN (1928) teilt diesbezüglich einige Zahlen für die verschiedenen Arten mit. Laut ihm sollte ein glauca-Weibchen bis zu 40 Eier legen können und ein lutea- oder ein maculata-Weibchen sollte bis zu 26 Eier enthalten. Diese Zahlen sind entschieden allzu klein. Ein Weibchen irgendeiner der in Rede stehenden Arten kann bedeutend mehr Eier legen, Ein glauca-Weibchen, das ich anfangs Juli sezierte und das sicherlich schon Eier gelegt hatte, enthielt über 100 Eier. Ein Paar maculata-Weibchen, die ich Ende September einfing, legten wäh-

rend der folgenden Zeit bis Ende Oktober zusammen 39 Eier. Bei der Sektion eines der Tiere, das am 13. November getötet wurde, konnten weiter 27 Eier herauspräpariert werden, was zeigt, dass die Angabe von JORDAN auch in bezug auf maculata nicht richtig ist. Sicherlich haben die beiden genannten maculata-Weibchen mit der Eiablage begonnen bevor sie eingefangen wurden. HUNGERFORD hat in einem Weibchen der amerikanischen Art irrorata nicht weniger als 252 Eier gefunden. Es wäre nicht erstaunlich, wenn auch für schwedische Arten gezeigt werden könnte, dass sie eine gleich hohe Eianzahl erreichen können.

Die Eier von glauca und lutea werden mit Hilfe der Ovipositoren schief in weiche Pflanzenteile hineingeschoben. Zuweilen kann man sie in den Aquarien aussen an den Pflanzen oder am Boden angebracht sehen, aber etwas derartiges kommt in der Natur sicher in der Regel nicht vor. Sie sind in solchen Fällen sehr locker an die Unterlage angeheftet und fallen bei der geringsten Berührung leicht ab (KIRKALDY 1896). Die Behauptung von BOLLWEG (1914), dass die Eier aussen an Pflanzenteilen befestigt werden, dürfte wohl auf Aquarienbeobachtungen gegründet sein.

Betreffs maculata kann ich die Angabe von DELCOURT (1909) bestätigen, dass diese Art die Eier nicht in die Pflanzen bringt sondern sie an der Oberfläche festkittet. Dies scheint auch bei amerikanischen Arten der Gattung mit Ausnahme von irrorata in

der Regel der Fall zu sein.

In ein Aquarium, in dem ich einige Individuen von maculata hatte, brachte ich verschiedene Pflanzenteile, namentlich solche, in die glauca gern ihre Eier legt, aber bei einer Untersuchung konnte in ihnen kein einziges maculata-Ei angetroffen werden. Dagegen beobachtete ich wie die Eier an der Wand des Aquariums befestigt wurden, eine geringe Anzahl auch an den Pflanzenteilen. Nachdem ich einen rauhen Stein auf den Boden des Aquariums gelegt hatte, wurden alle folgenden Eier auf der Oberfläche oder an den Seiten desselben angebracht. Es scheint also, als ob die Eier mit Vorliebe auf harte Gegenstände abgelegt würden. Die Eier sitzen nicht locker am Substrat angeheftet, sondern sind an demselben stark festgekittet, ebenso fest wie z. B. Corixa-Eier, sodass es einer gewissen Kraft bedarf um sie von demselben los zu bekommen.

Bei einer Untersuchung, die HUNGERFORD (1918) über die Ovipositoren sowohl amerikanischer wie europäischer Arten angestellt hat, ergab sich, dass solche Arten, die ihre Eier in den Pflanzen ablegen, bedeutend besser entwickelte Ovipositoren haben als andere. DESPAX (1922) fand, dass auch der Ovipositor von maculata erheblich kleiner ist als z. B. von glauca und dass er ausserdem nicht so kräftige Sägezähne hat wie bei dieser letzteren.

Die Geschlechtsorgane entwickeln sich bei den verschiedenen Arten verschieden schnell. Schon 2 bis 3 Wochen nachdem das neue *lutea*-Weibchen erschienen ist, beginnt es mit der Eiablage, mit welcher Prozedur es im Laufe des gleichen Sommers vollkommen fertig wird.

Die *maculata*-Imagines werden später im Herbst des gleichen Jahres, wo sie ins Imagostadium übergegangen sind, geschlechtsreif, aber sie überwintern mit aller Wahrscheinlichkeit in der Regel auch als Imago. Die Eiablage beginnt schon im Herbst, wird

aber im Frühjahr wahrscheinlich fortgesetzt.

Glauca ist jene Art, die die längste Zeit zur Erreichung der Geschlechtsreife benötigt. Die zahlreichen Sektionen, die ich an glauca-Weibchen spät im Herbst vorgenommen habe, haben stets dargetan, dass die Ovarien und Eier zu dieser Zeit bei weitem nicht reif waren. Im Winter entwickeln sich die Eier in den Ovarien, sodass die Eiablage, wenn die Witterungsverhältnisse günstig sind, Ende März beginnen kann.

#### Das Ei.

Eine Untersuchung ergibt, dass die Eier der verschiedenen Arten sich voneinander unterscheiden (DELCOURT 1909, POISSON 1923, JORDAN 1928), weshalb es möglich ist zu entscheiden, welcher Art ein *Notonecta*-Ei angehört. HUNGERFORD hat eine ziemlich eingehende Beschreibung der Eier der amerikanischen *Notonecta*-Arten gegeben, wobei er deutliche Unterschiede in bezug auf Struktur und Grösse nachgewiesen hat.

Von den schwedischen Arten habe ich Eier von glauca, lutea

und maculata erhalten.

Bei einer Messung von Länge und Breite habe ich für die Eier der drei genannten Arten folgende Mittelwerte in mm erhalten:

glauca:  $I_{,89} \times O_{,63}$ , lutea:  $2_{,13} \times O_{,74}$ , maculata:  $2_{,20} \times O_{,76}$ .

Hieraus geht also hervor, dass die *glauca*-Eier relativ am längsten sind. Die *glauca*- und *lutea*-Eier sind langgestreckt oval, die *maculata*-Eier haben von oben gesehen fast parallele Seiten mit wenig breiterem Mikropylarende. Die Ventralseite (Oberseite) des Eies scheint mehr gewölbt zu sein als die Dorsalseite.

Die Eier sämtlicher Arten zeigen bei stärkerer Vergrösserung die für die meisten Insekteneier typische Einteilung der Oberfläche des Chorions in polygonale Felder, die durch verzweigte Poren markiert sind, die das Chorion durchsetzen. Diese Felder werden voneinander durch unperforierte langschmale Partien abgegrenzt. KORSCHELT (1876) hat den Bau und die Bildung der

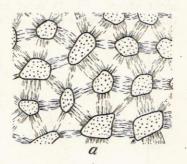
Eischale beim glauca-Ei eingehender beschrieben.

3 bis 4 Tage nachdem das glauca-Ei gelegt worden ist, wird jener Teil der Schale dunkel, der dem Spalt zugekehrt ist, durch den das Ei in den Pflanzenteil hineingeschoben worden ist. Auf dieser dunklen Partie werden die langschmalen Felder zwischen den polygonalen teilweise von Chitinleisten bedeckt, die in den Ecken der polygonalen Felder mit punktförmigen Erhöhungen ver-

sehen sind (Fig. 2 b), die, wenn man das Ei von der Seite beobachtet, als säulenförmige Fortsätze hervortreten.

Die Struktur der Chorionfläche des lutea-Eies erinnert an die des glauca-Eies. Am lutea-Ei ist die Mikropyle, die nicht ganz apical sitzt, sehr lang. Die Eischale nimmt eine dunklere Farbe als die des glauca-Eies an.

Bei den maculata-Eiern kann man die Unterseite an den dort leicht beobachtbaren polygonalen Feldern erkennen. Auf der Oberseite gewahrt man kräftige, breite Leisten, die die zwischen den polygonalen Feldern verlaufenden schmalen Grenzfelder verdecken. Bei einer höheren Einstellung des Mikroskopes erscheint daher die Oberfläche der Eischale von oben als ein Netz von groben Fäden (Fig. 2 a); während man bei niedrigerer Einstellung die polygonalen Felder beobachten kann. Die maculata-Eier haben das am besten entwickelte Chorion, was mit dem Umstand zusammenhängt, dass die Eier aussen an den Gegenständen befestigt werden.



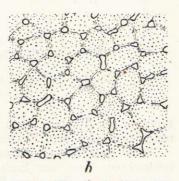


Fig. 2. Die Chorionfläche des Notonecta maculata-Eies (a) und des glauca-Eies (b). 200: 1.

Die maculata-Eier werden etwa 6 Tage nach ihrer Ablage dunkel. Die dunkle Partie hat bei dieser Art bedeutend grösseren Umfang als bei glauca. Der ganze Teil der Eischale, der nicht gegen die Unterlage gekehrt ist, nimmt die dunkle Farbe an.

Poisson erwähnt, dass die Eier während der Embryonalperiode etwas an Grösse zunehmen. Dieses Wachstum ist indessen ganz erheblich. HUNGERFORD (1925) hat bei der Belostomide Benacus

griseus eine Zunahme der Länge von 4,50 mm bis auf 6,57 mm gefunden (also ein Zuwachs um 46,0%) und des Diameters von 2,25 mm bis auf 2,87 mm (27,6%). Während bei dieser Art die Länge stärker wächst als die Breite, ist bei den Notonecta-Eiern das gerade Entgegengesetzte der Fall. Bei glauca-Eiern habe ich eine Zunahme der Länge mit 16,8% (von 1,91 mm auf 2,23 mm) und der Breite mit 39,7% (0,58—0,81 mm) gefunden. Bei maculata-Eiern, die dem Schlüpfen nahe waren, habe ich beim Messen eine Länge bis zu 2,37 mm und eine Breite bis zu 0,95 mm erhalten. Ob diese Werte dem maximalen Wachstum entsprechen, kann ich nicht sagen. Fig. 3 zeigt eine graphische Darstellung des Wachstums eines glauca-Eies. Beim lutea-Ei kann ein Zuwachs vor dem

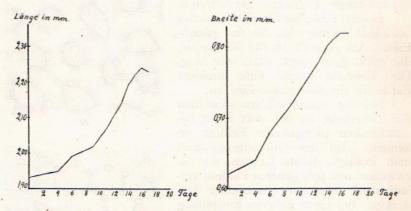


Fig. 3. Graphische Darstellung des Wachstums eines Notonecta glauca-Eies vom Eierlegen zum Schlüpfen.

Eintritt des Winters kaum bemerkt werden, und die Augenflecke treten nicht vor dem Frühling hervor.

Ein paar Tage vor dem Schlüpfen kann man beim glauca-Ei beobachten, dass der Embryo eigentümliche rotierende Bewegungen ausführt. Derartige Bewegungen hat HUNGERFORD (1919) kurz für irrorata erwähnt.

Einige glauca-Eier, die ich aus den Pflanzenteilen herauspräpariert hatte, in denen sie hineingesteckt gewesen waren, wurden in kleine Grübchen in einer Paraffinschicht am Boden einer kleineren Cuvette gebracht. Mit Ausnahme dass die Längsachse der Eier horizontal lag, waren die Eier in keiner Weise besonders ausgelegt worden. Als die Eier dann nach ein paar Tagen teilweise dunkel geworden waren und die Augen hervorzutreten begannen, konnte man beobachten, dass der Embryo in keiner bestimmten Lage im Verhältnis zu der dunklen Partie lag. Dies zeigt, dass das Ei beim Hineinschieben in die Pflanzen in keiner bestimmten Weise zum Spalt, durch den es hineingeschoben wird, orientiert ist, wenn man davon absieht, dass das Mikropylarende und demnach auch der Kopf des Embryos dem Spalt zunächst liegt. Es ist ja leicht einzusehen, dass das Ei beim Ablegen leicht aus seiner ursprünglichen Orientierung gebracht werden kann. Die dunkle Partie auf der Eischale entsteht immer auf der im Spalt blossliegenden Fläche. Ein paar Tage vor dem Schlüpfen kann man beobachten, wie der Embryo um seine Längenachse rotiert, wobei er sich offenbar in jede beliebige Lage wenden kann, dies trotzdem die Eischale, wie auch im Vorstehenden erwähnt worden ist, nicht ganz symmetrisch ist. Die in Frage stehenden Bewegungen gehen

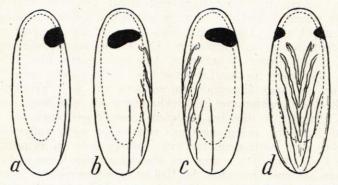


Fig. 4. Die Lage eines *Notonecta glauca*-Embryos in der Eierschale zu verschiedenen Zeitpunkten kurz vor dem Schlüpfen. a. d. 22.5. um 5 Uhr nm., b. d. 23.5. um 5 Uhr nm., c. d. 24.5. um 4,30 Uhr nm., d. d. 25.5. um 11 Uhr nm. Der Umkreis der dunklen Fläche durch eine gestrichelte Linie angegeben. 20:1.

darauf aus, der jungen Larve das Auffinden der Schlüpfstelle zu ermöglichen, die immer unter der dunklen Partie liegt. Welche Stellung die Eier von Beginn an auch einnahmen, so erfolgte das Schlüpfen immer durch diese dunkle Stelle, dies auch in jenen Fällen, wo ich die herauspräparierten Eier so gelegt hatte, dass die dunkle Partie gerade nach unten gekehrt war. Dank diesem Umstand kann die junge Larve immer den Weg aus dem Spalt finden, durch den das Ei in den Pflanzenteil hineingesteckt worden ist. Auch solche Eier, die eventuell auf den Boden der Teiche gesunken sind, haben eine Möglichkeit durchzukommen, insofern sie nicht in den Schlamm eingesunken sind. Fig. 4 zeigt ein und dasselbe Ei zu verschiedenen aufeinander folgenden Zeitpunkten kurz vor dem Schlüpfen. Im maculata-Ei liegt der Embryo mit der Rückenseite gegen die Unterlage gewendet, genau so wie beim Aphelocheitus-Ei.

Die Zeit für die Entwicklung des Eies scheint bei den verschiedenen Arten höchst bedeutend variieren zu können, was zum grossen Teil vom Einfluss der Temperatur abhängig ist. Angaben hierüber gibt es in der Literatur viele. Selbst habe ich über diese Erscheinung keine eingehenderen Beobachtungen angestellt. Ich will daher nur die Erfahrungen erwähnen, die ich bei der Entwicklung von maculata-Eiern gemacht habe. Die Eier wurden im Herbst von Weibchen gelegt, die ich im September in der Natur eingesammelt hatte. Die Eiablage hielt dann den ganzen Monat Oktober hindurch an. Gewöhnlich dunkelten die Eier 6 Tage nachdem sie abgelegt worden waren. Sie wurden bei einer Temperatur von 15-18° C. gehalten. Die Eier, die, wenn sie in der Natur gelegt worden wären, mit aller Sicherheit nicht vor dem Frühjahr geschlüpft wären, benötigten durchschnittlich ungefähr 2 Monate für ihre Entwicklung. Das letzte, das Ende Oktober gelegt worden war, schlüpfte am 31. Dezember. Die Embryonalperiode hatte also eine Zeit von über 9 Wochen in Anspruch genommen. Die Angaben, die man in der Literatur über z. B. glauca findet, geben nie eine so lange Eiperiode an, sondern nur 3-6 Wochen, weshalb die hier konstatierte Entwicklungszeit als sehr lang anzusehen Vielleicht ist dies bei maculata-Eiern Regel, auch für solche, die im Frühjahr gelegt werden; aber es ist auch wahrscheinlich, dass die Eier sozusagen für eine Ruheperiode im Winter eingerichtet sind, ähnlich wie dies bei überwinternden Eiern und Larven von verschiedenen Insekten der Fall ist, worüber mehr weiter unten, und die deshalb ihre Entwicklung langsamer durchmachen als sonst im Frühjahr und Sommer der Fall sein würde.

Gleichwie bei *glauca* birstet beim Schlüpfen der vordere Teil der Eischale bei *maculata* mit einem Längsriss, der zuerst einigermassen gerade nach hinten geht aber darauf quer über das Ei in einem Bogen und weiter in der Richtung nach vorn verläuft, sodass eine gerundete Partie der Schale mehr oder weniger vollständig herausgeschnitten wird. Aus dem so gebildeten Loch kriecht die Larve unter wippenden Bewegungen des Körpers mit der Bauchseite nach oben. Meine Beobachtungen stimmen also nicht ganz mit den von Poisson gegebenen Bildern über das Schlüpfen

der maculata-Larve überein.

#### Larvenentwicklung.

Gleichwie andere Wasserhemipteren macht die *Notonecta*-Larve 5 Stadien durch Dass diese Behauptung hinsichtlich *glauca* und *maculata* richtig ist, habe ich in meinen Aquarien selbst beobachten können.

In der Literatur findet man variierende Angaben über die An-

zahl der Larvenstadien bei glauca. So behauptet Kuhlgatz (1909), dass die 4. Häutung die letzte sei. Bollweg (1914) gibt die Anzahl der Larvenstadien zu 6 an, wobei er aber sicherlich Larven ein und desselben Stadiums, des ersten, zu zwei verschiedenen Stadien gerechnet hat. Bei der Bestimmung der Anzahl Larvenstadien mittels Messung, welche Methode gerade von Bollweg verwendet wird, ist ein derartiger Irrtum sehr leicht zu begehen, namentlich wenn das Material relativ klein ist, da die Larven in bezug auf die Grösse ziemlich variieren. Bollweg gibt die Länge der von ihm supponierten beiden ersten Stadien zu 2,3—2,4 mm und 2,9—3,0 mm an. Bei Messungen von über 100 Individuen des ersten Stadiums von glauca habe ich eine Variationsbreite von 2,31—2,83 mm gefunden (also 20 % des Mittelwertes von 2,60 mm).

Laut BUTLER (1923) soll die Anzahl der Larvenstadien wenigstens 5 betragen. Diese Zahl wird auch als die tatsächlich vorkommende von HOPPE (1912), WESENBERG-LUND (1915), LEH-

MANN (1923), JORDAN (1928) u. a. angegeben.

Schon in der Natur ist es für einen geübten Beobachter leicht eine richtige Abschätzung der Anzahl Larvengruppen von Notonecta vorzunehmen. So auch in einer Kollektion von Larven. Hinsichtlich der Larven mehrerer anderen Wasserhemipteren wird eine derartige Beobachtung dadurch erschwert, dass die Larven verschiedenen Geschlechts in Übereinstimmung mit dem oft prägnanten Unterschied in der Körpergrösse zwischen Imagines der beiden Geschlechter der in Rede stehenden Arten verschiedene Grösse aufweisen.

Dies gilt z. B. für Nepa, Plea u. a. Für die letztere Art hat WEFELSCHEID (1912 und 1918) 6 Larvenstadien angegeben. Meiner Ansicht nach hat er hierbei Männchen- und Weibchenlarven des letzten Stadiums zu zwei verschiedenen Stadien gerechnet, dem auch durch die von ihm mitgeteilten Grössenmasse für Körperbreite (1,34 bzw. 1,49 mm) und Körperlänge (2,00 bzw. 2,43 mm) der vermuteten beiden letzten Stadien nicht widersprochen wird, wenn man die individuelle Variation berücksichtigt. Die Länge der männlichen Imago wird von der der weiblichen um ½ bis ½ übertroffen.

Bei den *Notonecta*-Arten ist der Unterschied in der Grösse zwischen den Geschlechtern auch im Imagostadium nicht sehr auffallend, obgleich ein derartiger Unterschied doch bemerkt werden kann.

#### Methoden zur Bestimmung der Zahl der Larvenstadien.

Zur genaueren Bestimmung der Anzahl Larvenstadien kann man eine der folgenden Methoden benützen:

- a) Aufzucht von Larven aus Eiern bis zu Imagines.
- Beobachtung der plötzlichen Veränderungen, die im Bau gewisser Organe (besonders der sog. Flügelanlagen) bei den Häutungen stattfinden.
- c) Messung von Kopfbreite, Körperbreite, Körperlänge oder anderen Längengrössen der Larven und Verteilung von diesen auf verschiedene Gruppen nach den erhaltenen Resultaten.

Die zuerst genannte Methode ist natürlich die unbedingt zuverlässigste, wenn darauf geachtet wird, dass die Larven gut isoliert gehalten werden und dass keine Häutung übersehen wird, was ja leicht zu vermeiden ist, da man immer das abgeworfene Exuvium als Kriterium einer vollzogenen Häutung besitzt. Diese Methode ist indessen die am meisten zeitraubende und ausserdem die schwierigste, da sie oft grosse Forderungen an die Aquariumtechnik stellt. Man sieht diese Schwierigkeiten in der Literatur oft hervorgehoben. Namentlich betreffs Notonecta glauca ist dies der Fall. Wie Delcourt (1909) behauptet, ist maculata für die Aufzucht im Aquarium bedeutend dankbarer. Laut DELCOURT ist diese Art gegen ungünstigere äussere Einflüsse bedeutend resistenter, was ja, wie DELCOURT gleichfalls hervorhebt, bei dem Gedanken an das beträchtlich häufigere Vorkommen und die grössere Verbreitung von glauca eigentümlich erscheint. Ich kann die Beobachtungen DELCOURT's zur Gänze bestätigen.

Durch die eben erwähnten Methoden haben verschiedene Forscher das Vorkommen von 5 Larvenstadien als Regel bei verschiedenen

Wasserhemipteren konstatiert.

Betreffs Nepa cinerea sagt JORDAN in Opposition gegen BOLL-WEG's Behauptung, dass die genannte Art 6 Stadien besitzt, ein Resultat, das von BOLLWEG (1914) in ähnlicher Weise erhalten worden ist wie das früher für Notonecta glauca mitgeteilte, nämlich durch Messen der Körperlänge, dass die Art nur 4 Stadien hat. Er betont, dass die Methode Larven vom Ei zur Imago aufzuziehen die einzige ganz zuverlässige ist und sagt, dass er in dieser Weise »einwandfrei» gezeigt hat, dass die in Rede stehende Art nur 4 Larvenstadien besitzt. Er hat jedenfalls die Häutungen beobachtet und die Exuvien studieren können, »so dass ein Zweifel über die Zahl der Stadien gar nicht vorhanden ist. Nepa hat nur 4 Larvenstadien. Diese Behauptung JORDAN's ist insofern fehlerhaft, als sie jedenfalls nicht allgemeine Gültigkeit besitzt. Ich habe durch Verwendung der von ihm angegebenen Methode in allen von mir untersuchten Fällen ebenso »einwandfrei» konstatieren können, dass die Art 5 Larvenstadien hat und das gleiche Ergebnis ist bei

Benutzung der übrigen Methoden erhalten worden. Brocher (1914

-16) gibt auch die Anzahl der Larvenstadien zu 5 an.

Studiert man Nepa-Larven der 5 verschiedenen Stadien hinsichtlich des Baues und der relativen Grösse der Flügelanlagen, wird man finden, dass die Stadien 1, 2, 4 und 5 mit den von JORDAN veröffentlichten Figuren übereinstimmen, dass aber eine dem 3. Stadium entsprechende Figur fehlt. Fig. 5 hier unten zeigt das Aussehen der Flügelanlagen in den Stadien. Ich will nur den

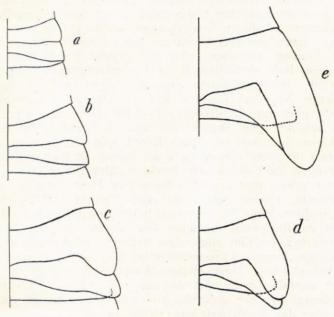


Fig. 5. Die rechte dorsale Thoracalseite der Nepa cinerea-Larve des 1.—5. (a-e) Stadiums. a-e 15:1, d und e 8:1.

Umstand hervorheben, dass im 4. Stadium die mesothoracalen Flügelanlagen über den hinteren Rand des ersten Abdominalsegments hinausreichen, während sie im 3. Stadium nicht über diesen Rand vorragt.

Durch Messungen von Körperbreite und Kopfbreite von Larven von Nepa cinerea habe ich auch mit dieser Methode das Vorkommen von 5 Larvenstadien konstatieren können. Das untersuchte Material, das etwa 300 Individuen umfasste, liess sich in 5 gut voneinander getrennte Gruppen einteilen, trotzdem die Variation innerhalb ein und derselben Gruppe, wenigstens in den älteren Stadien, im Verhältnis zu einigen anderen Arten auf Grund der

Grössendifferenzen zwischen Larven verschiedenen Geschlechts grösser ist. Im letzten Stadium ist diese Differenz stark ausgeprägt, sodass die Variationskurve sowohl betreffs Körperbreite wie Kopfbreite deutlich zweigipfelig, ja fast in zwei besondere Kurven geteilt ist. Für das 4. Stadium ist die Zweigipfeligkeit nicht so stark markiert und dies schien in noch höherem Grade für das 3. Stadium der Fall zu sein. Von den beiden ersten Stadien habe ich allzu wenig Material gehabt um mich mit Bestimmtheit über die dortige Variation äussern zu können, aber man bekommt den Eindruck, dass ein deutlicher Unterschied in der Grösse zwischen den Geschlechtern in diesen Stadien kaum vorhanden zu sein scheint.

Die Arten gewisser Insektengruppen können eine variierende Anzahl Stadien aufweisen, aber ich glaube nicht, dass dies in irgendeinem Fall mit Sicherheit für Wasserhemipteren nachgewiesen worden ist. Hoffman (1924) sagt, dass Nepa (sp.?) im Gegensatz zu anderen Nepiden (Ranatra und Curicta) nur 4 Larvenstadien hat, teilt aber mit, das RÖSEL (1755) für Nepa cinerea 5 Larvenstadien abbildet, eine Angabe, die man oft in der Literatur findet, die indessen fehlerhaft ist. Auch RÖSEL gibt die Anzahl der Larvenstadien für Nepa cinerea zu 4 an, hierbei ist aber zu bemerken, dass er diese Zahl als für alle Insekten gültig betrachtete. Betreffs Notonecta glauca sagt er: »Sie legen ihre Haut ebenfalls, wie andere Insecte, viermal ab». Die zwei Figuren RÖSEL's über das letzte Stadium von Nepa-Larven bezwecken die grosse Farbenvariation zu illustrieren, die unter den Larven vorkommt.

HOFFMAN erwähnt auch, dass unter *Veliidae*, Gattung *Microvelia*, einige Arten 5 Larvenstadien besitzen sollen, während andere nur 4 haben sollen. Diese letztere Anzahl sollte laut BUENO (1917) bei der amerikanischen Art *borealis* vorkommen. HUNGERFORD hat indessen bei der gleichen Art eine höhere Anzahl gefunden.

betont aber die Möglichkeit einer Variation.

Durch Messungen der Kopfbreite von gewissen Schmetterlingsraupen wies Dyar (1890) nach, dass die für die verschiedenen Stadien erhaltenen Werte miteinander eine geometrische Reihe bildeten. Unter der Voraussetzung der Allgemeingültigkeit dieser Erscheinung sollte man also durch Messungen von Larven einer gewissen Art entscheiden können, ob im Material sämtliche Stadien repräsentiert sind. Ähnliche Beobachtungen wie die von Dyar sind schon früher von Brooks (1886) in bezug auf andere Arthropoden (Stomatopoden) gemacht worden. Die Literatur, die in letzter Zeit über den Wachstumsprozess der Insekten erschienen ist, ist sehr reichhaltig (siehe Calvert 1929).

Bei einigen paurometabolen Insekten kann man bei Verwendung dieser Methode auch Werte benutzen, die bei Messungen von anderen Körperdimensionen wie z.B. Körperlänge, Körperbreite usw. erhalten werden. Bei dieser Insektengruppe ist ja die ganze Körperwand im Gegensatz zu den holometabolen Insekten starr und fest und daher schon unmittelbar nach der Häutung einigermassen in ihrer endgültigen Form ausgebildet. Die wachsenden Gewebe bewirken natürlich eine Erweiterung des Raumes innerhalb der Körperwand, was eine wenig hervortretende Formveränderung mit sich bringt, die meistens in einer zunehmenden Körperhöhe zum Ausdruck kommt.

Auch bei der Anwendung der Methode auf paurometabole Insekten ist es jedoch am zweckmässigsten die Kopfbreite zu wählen. Bei Messungen von z. B. der Körperlänge kann auch die Lage von Kopf und Prothorax sowie auch die der Abdominalsegmente im Verhältnis zueinander Einfluss besitzen. Beim Messen der Körperbreite ist darauf zu achten, dass nicht die Lage der Flügelanlagen im Verhältnis zum Körper das Resultat verrückt. Wie ich später in bezug auf *Notonecta* zeigen will, kann die individuelle Variation auch durch Variationen anderer Art kompliziert werden.

Selbst habe ich bei meinen Messungen sowohl Kopfbreite wie Körperbreite und Körperlänge berücksichtigt. In bezug auf die beiden erstgenannten habe ich im ganzen etwa 700 Individuen gemessen. Die Körperlänge habe ich nur an einer geringeren Anzahl

bestimmt (10 Larven von jedem Stadium).

HOPPE (1912) konstatierte durch Messungen von Körperbreite, Körperlänge und Körperhöhe bei *Notonecta glauca*, dass die Produkte der Werte dieser Dimensionen miteinander eine geometrische Reihe bildeten, in der der Progressionsfaktor ungefähr 3 ist.

Eine Anwendung von »Dyars Regel» auf Wasserhemipteren ist in der Literatur nicht zu finden, obgleich das eventuelle Vorkommen von sämtlichen Stadien in einem gewissen Material oft erörtert wird. In mehreren Arbeiten kommen Angaben über verschiedene Körperlängen bei verschiedenen Larvenstadien unter den Wasserhemipteren vor, wie man sich aber leicht durch Berechnung des Wachstumsfaktors überzeugen kann, bilden die veröffentlichten Werte keine Mittelwerte, die an einer grösseren Anzahl Larven erhalten worden sind. Es kann also keine grössere Übereinstimmung mit der »Dyarschen Regel» wahrgenommen werden, da die Messungsergebnisse an einer oder wenigen Larven des gleichen Stadiums wegen der oft grossen individuellen Variation natürlich ziemlich unzufriedenstellend sind. Im übrigen sind die veröffentlichten Zahlen oft allzu approximativ angegeben und daher zu einer Bestimmung des Wachstumsfaktors ungeeignet.

Auf Grund der Messungen, die ich an einem grösseren Material von *Notonecta glauca*-Larven ausgeführt habe, habe ich die in den folgenden Tabellen angegebenen Werte erhalten. Die Masse sind in mm angegeben. Die Messungen sind teils an neuem in

Spiritus eingelegtem Material, teils an lebenden oder eben getöteten Larven ausgeführt worden.

Tab. I. Kopfbreite.

Larven- stadium	Indivi- duen- anzahl	Kopfbreite (Mittelwert)	Wachs- tums- faktor	Variations- breite	Disper- sion	Dispersion (in % der Mittelwert
1.	102	I,010±0,004		0,92-1,08	0,0403	3,99
2	126	I,346±0,003	I,33	1,26-1,42	0,0349	2,59
3	140	1,807±0,003	I,34	1,67-1,90	0,0411	2,27
4	118	2,407±0,005	I,33	2,27-2,59	0,0568	2,36
5	112	3,068±0,009	I,27	2,89-3,27	Q,0959	3,13

Tab. II. Körperbreite.

Larven- stadium	Indivi- duen- anzahl	Körperbreite (Mittelwert)	Wachs- tums- faktor	Variations- breite	Disper- sion	Dispersion (in % der Mittelwert)
I	102	I,238±0,005	I,45	1,12-1,37	0,0548	4,43
2	126	I,793±0,006	1,42	1,51-1,96	0,0647	3,61
3	140	2,541±0,012	05/8/22/5	2,19-2,90	0,1325	5,21
4	118	3,616±0,018	I,42	3,15-4,01	0,1920	5,31
5	112	4,991±0,028	1,38	4,32-5,70	0,2948	5,91

Tab. III. Körperlänge.

Larvenstadium	I	2	3		4	5
Körperlänge (Mittelwert)	2,60	3,83	5,58	8,	46	11,67
Wachstumsfaktor	1	47 I	,46	I,52	1.	,38

Wie ersichtlich sind die aus den Messungsergebnissen erhaltenen Werte für den Wachstumsfaktor der verschiedenen Längengrössen ziemlich übereinstimmend. Eine deutliche Verminderung des in Rede stehenden Faktors kann jedoch mit Bezug auf den in jeder Reihe zwischen dem 5. und 4. Larvenstadium erhaltenen Wert beobachtet werden. Eine derartige Abnahme des Wachstumsfaktors mit steigender Anzahl Larvenstadien kann auch hinsichtlich anderer Insekten konstatiert werden (TITSCHACK 1924).

Um miteinander besser vergleichbare Werte für die Variation zu erhalten habe ich auch die Dispersion in % des Mittelwertes

ausgedrückt.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist die Variation der Körperbreite ziemlich beträchtlich, was am besten bei einem Vergleich mit der Variation der Kopfbreite zum Ausdruck kommt. Die Ursache dieser grossen Variation ist darin zu suchen, dass bei einer Zunahme des Volumens der Körpergewebe, die während ein und desselben Stadiums stattfindet, bei dieser Art auch eine Zunahme der Körperbreite erfolgt. Die subaquatilen Wasserhemipteren haben im allgemeinen einen dorso-ventral ziemlich abgeplatteten Körper (am ausgesprochendsten bei Nepa und Aphelocheirus). Eine Zunahme des Volumens der Körpergewebe hat zum Resultat, dass die dorsalen und ventralen Körperwände voneinander entfernt werden. Die Variation, die beim Messen der Körperbreite einer Anzahl von Individuen einer Art im gleichen Stadium beobachtet wird, ist daher so gut wie ausschliesslich eine individuelle Variation. Beim Messen der Körperbreite von Aphelocheirus habe ich im letzten Larvenstadium eine Dispersion von 1,99 % des Mittelwertes gefunden (Mittelwert = 5,61, Individuenanzahl = 45). Nur unmittelbar vor der Häutung kommt es zu einer grösseren Verengerung der Körperbreite im Zusammenhang mit der Entstehung der sog. »Thoracalblase».

Bei der *Notonecta*-Larve ist die Ventralseite so gefaltet, dass zwei längsgehende Furchen entstehen, die für die Respiration von Bedeutung sind. Die Körperform wird dadurch höher. Bei einer Zunahme des Körpervolumens werden auch bei dieser Art Dorsalund Ventralseite voneinander entfernt, wobei die ventralen Furchen seichter werden und infolgedessen auch die Körperränder mehr voneinander entfernt werden. Fig. 6 veranschaulicht das eben Gesagte.

Eine Anwendung der von Przibram und Megusar (1912) lanzierten Theorien über das Verhältnis zwischen Stadien und »Teilungsschritten» auf *Notonecta*, in der Art wie dies Bodenheimer (1927) für einige andere Insekten getan hat, darunter auch Heteropteren, lässt sich nicht durchführen. Dagegen spricht entschieden die gleichmässige Verteilung der von mir erhaltenen Messungs-

werte um den Mittelwert. Ausserdem erscheint es mir wahrscheinlich, dass ein Überspringen einer Häutung beim Abschliessen eines »Teilungsschrittes» sich auch in der Dauer des Stadiums widerspiegeln sollte, aber etwas derartiges kann nicht wahrgenommen werden. Wird eine Anzahl Larven unter konstanten äusseren Bedingungen und bei reichlicher Ernährung aufgezogen, bilden die erhaltenen Werte der Entwicklungszeiten für die verschiedenen Stadien eine ziemlich gleichmässige Serie, was aus den weiter unten behandelten Beobachtungen über die Entwicklung der Notonecta-Larven hervorgeht.

Der Umstand, dass verschiedene Körperteile verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit haben, worauf die während der Ent-

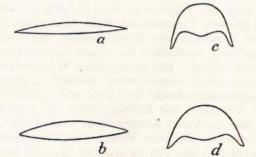


Fig. 6. Schematische Querschnitte durch den vorderen Teil des Abdomens bei Aphelocheirus (a und b) und Notonecta (c und d), a und c im Anfang des Stadiums, b und d kurz vor dem Schlüpfen.

wicklung stattfindenden Veränderungen der Körperproportionen beruhen, scheint mir schwer mit den hier oben erwähnten Ansichten über den Zusammenhang zwischen Häutungen und Teilungsschritten» in Einklang gebracht werden zu können. EIDMANN (1924) opponiert sich gegen die alte Einteilung der Häutungen in » Wachstumshäutungen» und »Verwandlungshäutungen»; die Häutungen sind immer mit deutlichen wenn auch bisweilen kleinen Veränderungen in den Körperproportionen verbunden. »Die Bezeichnung Wachstumshäutung ist wohl nirgends mehr zulässig.» Es erscheint mir indessen nicht unmotiviert, die bei den Wasserhemipteren vorkommenden vier ersten Häutungen als Wachstumshäutungen zu bezeichnen, wenn man nämlich darauf Rücksicht nimmt, dass die Formveränderungen, die hierbei eintreffen, dadurch verursacht werden, dass verschiedene Körperteile verschiedene Wachstumsfaktoren aufweisen und dass ein und dasselbe Organ in verschiedenen Richtungen verschieden schnell wachsen kann. Abgesehen davon dass die Behaarung und Struktur der Körperoberfläche in verschiedenen

Stadien sich verschieden gestalten können, bezeichnen die Veränderungen (auch z. B. die Entwicklung der Flügelanlagen), die in Form und Grösse der Organe eintreten, kontinuierliche Serien. Die letzte Häutung, die in einem Übergang zum vollausgebildeten Stadium resultiert, ist dagegen eine typische Verwandlungshäutung, da die bei derselben eintreffenden Veränderungen, z. B. jenen welche die Flügelanlagen, das Respirationssystem, die Genitalsegmente usw. unterworfen sind, nicht mit den bei den früheren Häutungen vorkommenden in eine Serie gebracht werden können.

Die Entstehung der Flügelanlagen bei den Larven wird oft als eine in den letzten Stadien plötzlich erfolgende Formveränderung angegeben, aber das Auftreten der in Frage stehenden Anlagen erscheint als eine Folge dessen, dass das 1. und 2. Thoracalsegment in verschiedenen Teilen ungleich schnelles Wachstum zeigen. So findet das stärkste Wachstum an den Seiten des Segments und in der Richtung nach hinten statt. Derartige Flügelanlagen sind häufig in früheren Stadien angedeutet als man für die verschiedenen Arten in der Literatur angegeben sieht. Bei den Larven der meisten Arten hat der hintere Rand des Mesonotums im 1. Stadium einen ziemlich geraden Verlauf. Bei Notonecta-Larven kann man dagegen schon in diesem Stadium die Deckflügelanlagen als stumpfe Vorsprünge an den Seiten des Segmentes sehen. Beim Messen einer Anzahl von Larven (10 von jedem Stadium) habe ich als Mittelwert für den Abstand zwischen dem Vorderrand des Mesonotums und der Spitze der Deckflügelanlage für die verschiedenen Stadien folgende Zahlen erhalten: 0,26, 0,46, 0,84, 1,81 und 4,10 mm. Hieraus werden folgende relativ gleiche Werte als Wachstumsfaktoren erhalten: 1,78, 1,82, 2,15 und 2,31.

Auch in bezug auf die übrigen Segmente kann man ein schnelleres Wachstum in den lateralen als in den medialen Teilen konstatieren. So habe ich bei *Aphelocheirus aestivalis*-Larven gefunden, dass die Dorsalseite des zwischen den Mündungen der Stinkdrüsen belegenen Teiles des 3. Segments einen Wachstumsfaktor von ung. I,20 (1,16, I,22, I,23 und I,18) hat während die lateralen Teile einen Wachstumsfaktor von etwa I,50 (1,71, I,46, I,48 und I,50) aufweisen.

## Ausschlüpfen der Larve aus dem Exuvium.

Das Ausschlüpfen der *Notonecta*-Larve aus dem Exuvium erfolgt wie gewöhnlich durch die auf der Dorsalseite von Kopf und Thorax befindlichen Häutungssuturen, die sich bei der Häutung öffnen. Die Angabe JORDAN's dass das Ausschlüpfen durch die Ventralseite des Exuviums stattfinden können sollte, muss wohl auf einen Irrtum zurückzuführen sein. Es ist wohl fast unmöglich sich

16-30842. Entomol. Tidskr. Arg. 51. Hätt. 3-4. (1930).

vorzustellen, dass die Häutung mit einer so grossen Veränderung in diesem für das Tier so kritischen Prozess glücklich verlaufen können sollte.

Im übrigen scheint das Sprengen des Exuviums in ähnlicher Weise zu geschehen, wie es EIDMANN für Gerris lacustris beschreibt, doch mit der Abweichung, dass bei der Bildung der sog. Thoracalblase auch das Scutellum teilnimmt. Dies dürfte auch für Gerris lacustris Gültigkeit haben. Das von EIDMANN bei der erwähnten Gerris-Art als Scutellum bezeichnete Organ ist nicht dieses, sondern ein vom Pronotum nach hinten vorragender breiter Fortsatz, der bei der letzten Häutung nach hinten gestreckt wird. Während seiner Bildung liegt es unter dem larvalen Pronotum gefaltet. Eine Verschiebung dieses Organs nach vorn im Zusammenhang mit der Entstehung der Thoracalblase findet also nicht statt.

Ich habe in meinen Aquarien Larven von Notonecta glauca, lutea und maculata gehabt. Wegen des allzu geringen Materials von den beiden letzten Arten ist es mir nicht möglich gewesen, zwischen den Larven der verschiedenen Arten morphologische Unterschiede in der Weise festzustellen wie HUNGERFORD dies betreffs einiger amerikanischen Arten getan hat. Oberflächlich betrachtet sind die Larven der drei genannten Arten einander sehr ähnlich. Laut KIRKALDY (1897) können die Larven der Arten im letzten Stadium an der Struktur des Kopfes voneinander unterschieden werden. Die Angabe KIRKALDY's, dass die kleinen Larven mehr an Corixa- als an grössere Notonecta-Larven erinnern sollen, scheint mir nicht richtig zu sein. Betrachtet man z. B. RÖSEL's naturgetreue Abbildung einer jungen Notonecta-Larve, dürfte man sie wohl schwerlich für eine Corixa-Larve halten können.

## Dauer der Larvenentwicklung.

In bezug auf die Länge der larvalen Entwicklungszeit bei glauca liegen in der Literatur zahlreiche Angaben vor. Die oft ziemlich variierenden Angaben über die Dauer der verschiedenen Stadien können sicherlich unter Berücksichtigung äusserer Einflüsse auf die Entwicklung erklärt werden. Hält man Larven unter gleichartigen Bedingungen in Aquarien, bilden die für die Dauer der verschiedenen Stadien erhaltenen Werte eine ziemlich gleichmässige Serie. So habe ich für Notonecta glauca-Larven folgende Werte für die verschiedenen Stadien bekommen: 9—10, 10—11, 13—14, 14—17, 20—22 Tage (reichliche Nahrungszufuhr, Temp. 18—20° C.).

Bezüglich maculata-Larven habe ich nur Angaben über die Entwicklungszeit von Larven, die Ende Dezember aus den Eiern

geschlüpft sind und die darauf im Aquarium während des Winters aufgezogen worden sind. An einem Individuum habe ich folgende Zeiten für die verschiedenen Stadien beobachtet: 11, 9, 17, 20 und 34 Tage. Von diesen Werten überschreiten die für die beiden ersten Stadien nicht die Zeiten, die für die entsprechenden Stadien bei glauca angegeben worden sind, aber für die letzten Stadien sind die Zeiten relativ viel länger. Ob dies Regel ist, kann ich nicht sagen. Die maculata-Larven sind laut DELCOURT erheblich früher mit ihrer Entwicklung fertig als glauca. Ich stelle mir vor, dass die Ernährung und die Temperatur kaum einen nennenswerten Einfluss gehabt haben können. Die Temperatur in den Aquarien hielt sich zwischen 16 und 20° C. In den vier ersten Stadien wurden die Larven fast ausschliesslich mit Cyclops gefüttert, was sich als sehr vorteilhaft herausstellte, da diese im Winter in grossen Mengen erhalten werden konnten, aber im letzten Stadium auch mit Insekten, hauptsächlich Trichopterenlarven. Vielleicht kann die vermutete Ausdehnung der Entwicklungszeit darauf beruhen, dass die Tiere, gleichwie für andere Insektenlarven festgestellt worden ist, auf eine Ruheperiode im Winter eingestellt sind. So hat CAL-VERT (1929) in bezug auf gewisse Odonaten-Larven beobachtet, dass im Winter eine Unterbrechung im Wachstum stattfindet, auch wenn die Temperatur ziemlich hoch ist. Ähnliche Beobachtungen habe ich an Larven von Aphelocheirus aestivalis gemacht. Die jüngeren Stadien dieser Art haben im allgemeinen eine Dauer von etwas weniger als I Monat, die älteren eine solche von etwas mehr als I Monat, wenn die Entwicklung im Sommer stattfindet. Im Winter konnte dagegen die Zeit für die einzelnen Stadien über mehrere Monate ausgedehnt werden, trotzdem die Temperatur nie unter 10° C. gesunken ist und sich im allgemeinen etwas höher gehalten hat. Häutungen fanden im Winter nie statt und die Tiere zeigten keine Neigung Nahrung zu sich zu nehmen. Eine Larve habe ich in ein und demselben Stadium, dem zweiten, während sogar Monate lebend gehabt, ein Resultat, wozu auch der Umstand beigetragen hat, dass die Larve während des Sommers dem Hunger ausgesetzt worden ist.

Die gefressigen Notonecta-Larven können nicht viele Tage ohne Nahrung verbleiben. Hunger verursacht keine augenscheinliche Verminderung der Grösse der Larve im folgenden Stadium, sondern hat anstatt dessen eine Verlängerung der Dauer der Stadien zur Folge. Die Körpergewebe müssen, gleichwie bei anderen paurometabolen Insekten, ein bestimmtes Volumen im Verhältnis zur Fläche der Körperwand einnehmen damit bei der Häutung der durch Aufnahme von Mengen des umgebenden Mediums im Darmkanal erhöhte Druck im Körper hinreichend stark wird um das Exuvium längs den Häutungsnähten zu sprengen. Durch Versuche habe

festzustellen versucht in welchem Grade es möglich ist die Dauer eines Stadiums zu verlängern. Dabei habe ich Larven der beiden letzten Stadien benutzt, denen ich Nahrung mit gleichen aber für die verschiedenen Individuen variierenden Zeitintervallen unter im übrigen gleichen Bedingungen zugeführt habe (in kleineren Aquarien bei einer Temperatur von 18—20° C.). Es ist mir in dieser Weise gelungen die Dauer der Stadien von den normalen Zeiten 14—17 bzw. 20—22 Tagen auf 23 bzw. 30 Tagen zu erhöhen. Länger als 5—6 Tage auf einmal können die Tiere nicht ohne Nahrung sein. Nepa-Larven können dagegen beträchtlich längere Zeit ohne Nahrung sein (im 4. Stadium z. B. bis zu 12 Tage). Die Dauer der Stadien bei Aphelocheirus-Larven kann in noch höherem Grade durch Hunger verlängert werden, wofür die im Vorstehenden erwähnte Larve, die ich in ein und demselben Stadium 11 Monate

lang am Leben gehalten habe, ein gutes Beispiel abgibt.

Wenn man in den Teichen die Mengenverhältnisse zwischen Larven von Notonecta glauca in verschiedenen Stadien untersucht, wird man oft konstatieren, dass im gleichen Teich ein gewisses Stadium entschieden dominiert, eine Erscheinung, die WESENBERG-LUND (1915) hervorgehoben hat. Vergleicht man indessen die Beobachtungen von verschiedenen Teichen miteinander, findet man, dass es nicht das gleiche Stadium ist, das gleichzeitig in allen Teichen dominiert, sondern dass in gewissen Teichen die Entwicklung des Larvenbestandes weiter vorgeschritten ist als in anderen. Die Ursache hierfür ist vielleicht in klimatologischen Umständen oder in der von diesen abhängigen Invasion von Imagines in die Teiche im Frühjahr zu suchen. Wahrscheinlich ist, dass die Temperatur des Wassers, die ja in verschiedenen Wassersammlungen ziemlich verschieden sein kann, auch mit einspielt. Bisweilen kann man indessen einen derartigen Unterschied auch zwischen Teichen beobachten, die ganz nebeneinander liegen und in denen sich das Tierleben unter anscheinend gleichen Bedingungen befindet. Um zu zeigen wie variierend die Ergebnisse sein können sei die folgende Tabelle IV angeführt.

Tab. IV.

Die Bezeichnung	Datum	Individuenanzahl der verschiedenen Stadien						
der Teiche		1	2	3	4	5	Neue Imagines	
Dd	4/7 1928	I	45	100	13	OF_	make da	
Rd	5/7 1928	2	2	16	37	3		
Dd	1/8 1928	-	oi <del>-</del> -ii	1-10	6	31	- jo	
Km	1/8 1928	iome)	(qr	4	54	22	ings des	

Worin die Ursache des ausgesprochenen Dominanzverhältnisses liegt lässt sich schwer entscheiden. Wahrscheinlich ist, dass zur Zeit mit günstigen Bedingungen im Frühjahr eine grosse Menge Eier gelegt wird, aus denen nach der Entwicklung gleichzeitig Larven schlüpfen, die dann dominieren. Aber die Dominanz muss doch in irgendeiner Weise verschärft werden, da ja das Eierlegen bis weit in den Sommer hinein — bis in den Juli — fortgesetzt wird und trotzdem Larven jüngeren Stadiums als das dominierende nur in sehr geringem Umfang auftreten, wie aus in folgender Tabelle V zusammengestellten Werten vom gleichen Teiche hervorgeht.

Tab. V.

Datum	1. Stad.	2. Stad.	3. Stad.	4. Stad.	5. Stad.	Neue Imagine
19/6 1929	13	21	MURAN.			-
<sup>24</sup> / <sub>6</sub> 1929		11	2	-	-	101-
27/6 1929	-	16	9	-	Cap-la	-
1/7 1929		12	15	-	-	
5/7 1929	I	I	32	ı		-
10/7 1929	- 1		23	16		
14/7 1929	- A	I	5	48	11-150	-01
18/7 1929	-	- /	2	42	13	Thr <del>ee</del> s
23/7 1929	1-1		then Total	7.	47	-
28/7 1929	-1-4			· I	32	11 12 12 12
2/8 1929	4/- 1	-	7 I <u>-</u> 97	3	38	TILL I
8/8 1929		-	_	2	37	2
13/8 1929	_	_	_	-	18	30
17/8 1929	-	- T	10 10 31	281	3	34
26/8 1929		12/12/2011	Topica	V. Gibila	- 19	25

Die variierenden Werte für die gesamten Anzahlen von Larven beruhen darauf wie lange das Schöpfen bei den verschiedenen Gelegenheiten fortgesetzt worden ist. Das abgeschöpfte, durch eine Vegetation von *Potamogeton natans* abgegrenzte Gebiet, war nur ein paar Quadratmeter gross. Schöpfen wurde ausserdem in anderen Teilen des Teiches vorgenommen.

Zum Zählen wurden die Larven in Glasgefässen gesammelt, aber darauf wieder unmittelbar ins Wasser zurückgebracht. Ähnliche Resultate, wie die oben in der Tabelle mitgeteilten, habe ich

von anderen Teichen erhalten.

Die Dominanz wird meiner Ansicht nach durch den Umstand verschäfft, dass die jüngeren Larven in grosser Ausdehnung ihren älteren Kameraden zum Opfer fallen. JORDAN behauptet, dass Notonecta-Larven bei weitem nicht so sehr dem Kannibalismus verfallen sind wie die Nepa-Larven. Ich hege hierin eine entgegengesetzte Auffassung. Es ist unmöglich ältere und jüngere Notonecta-Larven in einem Aquarium nebeneinander zu halten, auch wenn man hinreichend füttert. Ich habe auch in grösseren und kleineren Wasserbehältern im Freien Larven verschiedener Stadien zusammengebracht, aber die jüngeren sind schon nach einigen Tagen verschwunden. In den Aquarien habe ich meine Notonecta-Larven auch

zum Teil mit ihresgleichen gefüttert.

Auch draussen in der Natur habe ich bei mehreren Gelegenheiten Notonecta-Larven beobachtet, die jüngere Larven verzehrt haben. Da die Notonecta-Larven an sonnigen Tagen fast beständig oben unter der Wasseroberfläche liegen, die ihr eigentliches Jagdgebiet darstellt, ist es ja nicht staunenswert, wenn die kleinen Larven zufolge der ausgeprägt kannibalischen Instinkte der Larven eliminiert werden. In kleineren Teichen kann man oft Massen von Notonecta-Larven sehen, die sich an kleinen von schwimmender Vegetation (Potamogeton natans, Lemna-Arten etc.) begrenzten Wasserflächen aufhalten. Nur bei Regenwetter halten sich die Larven im allgemeinen unten im Wasser bei der submersen Vegetation auf. Die kleinen Larven haben eine Aussicht sich in der Konkurrenz zu halten, da sie sich im allgemeinen näher den Ufern auf seichterem Wasser aufhalten als die grösseren Larven. Dank der im Vorstehenden erwähnten Dominanzerscheinung ist es möglich durch Abschöpfen eines Teiches mit kürzeren Zeitintervallen die Dauer der verschiedenen Stadien in der Natur festzustellen, was ja auch bei einem Studium von Tabelle V ohne weiteres hervorgeht.

In Teichen, wo die Wasseroberfläche fast ganz von Vegetation bedeckt wird, ist die Dominanz nicht so ausgeprägt. In dem Teich, für den die in Tabelle VI mitgeteilten Angaben gelten, war die Wasseroberfläche durch hineingefallene abgebrochene Equisetum-Stengel in kleinere Flächen geteilt. In derartigen haben die Larven dank der dichteren Vegetation grössere Möglichkeiten sich den Angriffen ihrer grösseren Kameraden zu entziehen.

Tab. VI.

Datum	Individuenanzahl der verschiedenen Stadien								
	I. Stad.	2. Stad.	3. Stad.	4. Stad.	5. Stad.	Neue Imagines			
5/7 1929	6	6	4		_				
10/7 1929	8	7	12	1	W 2000				
14/7 1929	22	14	. 3	I					
18/7 1929	I	14	20	7	9 \- m-	-			
23/7 1929	-	5	13	5	2	-			
28/7 1929	I	11	17	26	12	V 382			
<sup>2</sup> /8 1929	-	5	13	21	11 .				
8/8 1929	_	=	5	47	35	10/-			
13/8 1929		-		10	12				
26/8 1929			100	4	37	4			

Im eben erwähnten Teich hätte man zu erwarten Larven später im Jahr anzutreffen als in anderen Teichen. Dies ist auch der Fall gewesen. Sogar so spät wie am 4. November habe ich im Jahre 1928 in diesem Teich 2 Larven des letzten Stadiums eingefangen. Dass derartige Larven im Vorwinter sich zum Imagostadium häuten, erachte ich für ausgeschlossen, glaube aber auch kaum dass sie überwintern können. Nie habe ich frühzeitig im Frühjahr Notonecta-Larven angetroffen, wohl aber Larven von Nepa, welche die Möglichkeit haben im fliessenden Wasser zu überwintern.

#### Literaturverzeichnis.

- BODENHEIMER, F. S., Über Regelmässigkeiten in dem Wachstum von Insekten. Deutsch. Ent. Zeitschr. 1927.
- Bollweg, W., Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Umgebung Bonns vorkommenden aquatilen Rhynchoten, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenverhältnisse. Verh. naturhist. Ver. Rheinl. Westf. Bd. 71. 1914.
- BROCHER, F., La Nèpe cendrée. Arch. Zool. exp. T. 55. 1914—16. BROOKS, W. K., Report on the Stomatopoda collected by H. M. S. CHALLENGER during the years 1873—1876. Challenger Repts. Vol. 16, Zoology. Pt. 45. 1886.
- Bueno, J, R. de la Torre, Life History of the Northern Microvelia.

  Microvelia borealis Buen. Ent. News. Vol. 28. 1917.
- BUTLER, E., A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London 1923.
- CALVERT, P. P., Different Rates of Growth among Animals with special Reference to the Odonata. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 68, No. 3. 1929.
- Delcourt, A., Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta*. Bull. Scient. France Belgique. T. 43. 1909.
- Despax, R., Notonecta maculata F. et Notonecta glauca L. Bull. Soc. d'hist. nat. de Toulouse. T. 50. 1922.
- Dyar, H. G., The Number of Moults of Lepidopterous Larvae. Psyche. Vol. 5. 1890.
- Edwards, J., On the British species of *Notonecta*. Ent. Monthl. Mag. Vol. 54. 1918.
- EIDMANN, H., Untersuchungen über Wachstum und Häutung der Insekten.
  Zeitschr. wiss. Biol. Abt. A. Morph. Bd. 2. 1924.
- FALLEN, C. F., Hemiptera Sveciae. Londini Gothorum 1826-29.
- HOFFMAN, W. E., Biological Notes on Lethocerus americanus (LEIDY).
  Psyche. Vol. 31. No. 5. 1924.
- HOPPE, J., Die Atmung von Notonecta glauca. Zool. Jahrb. Vol. 31. Allg. Zool. 1912.
- HUNGERFORD, H. B., Concerning the Oviposition of *Notonecta*. Ent. News. Vol. 29. 1918.
- ----, The Biology and Ecology of Aquatic and Semiaquatic Hemiptera.
  Bull. Univ. Kansas. Vol. 11. 1919.
- ——, The Male Genitalia as Characters of specific value in certain Cryptocerata (Hemiptera-Heteroptera). Bull. Univ. Kansas. Vol. 11. 1919.
- JORDAN, K. H. E., Zur Biologie der aquatilen Rhynchoten. Isis Budissina. Bd. 11. 1928.

KIRKALDY, G. W., Notonecta, oviposition. Proc. Ent. Soc. London. 1896.

——, Revision of the Notonectidae. Trans. Ent. Soc. 1897.

Korschelt, E., Über die Entwicklung des Chorions, der Micropylen und der Chorionanhänge bei den Insekteneiern. Nova Acta Acad. Leop. Vol. 51. 1876.

Kuhlgatz, T., Rhynchota in: Brauers Die Süsswasserfauna Deutschlands. H. 7. Jena 1909.

LARSÉN, O., Über die Entwicklung und Biologie von Aphelocheirus aestivalis Fabr. Ent. Tidskr. Årg. 48. 1927.

Lehmann, H.. Biologische Beobachtungen an *Notonecta glauca* L. Zool. Jahrb. Vol. 46. Syst. Geogr. Biol. 1923.

Lundblad, O., Anteckningar om våra vattenhemipterer, III. Ent. Tidskr. Årg. 44. 1923.

OSHANIN, B., Katalog der Palaearktischen Hemipteren. Berlin. 1912. RÖSEL, A. J., Insecten-Belustigung. 3. Teil. Nürnberg 1755.

Poisson, R., Armature génitale des Hémiptères aquatiques. Bull. Soc. Ent. France. 1922.

——, Accouplement, ponte et éclosion chez les Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. France Belgique. T. 57. 1923.

----, Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. France Belgique. Vol. 58. 1924.

——, Hémiptères aquatiques d'Asie Mineure recueillis par M. H. GA-DEAU DE KERVILLE en 1912. Remarques sur les Notonectes. Bull. Soc. Ent. France. 1925.

Przibram, H., und Megusar, F., Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata Burm. Arch. f. Entw. mech. Bd. 34. 1912.

Roth, C. D. E., Bidrag till en bild av Skånes insektfauna. Ent. Tidskr. Årg. 17—18. 1896—97.

TITSCHACK, E., Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. I. Carausius morosus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 123. 1924.

Weber, H., Biologie der Hemipteren. Berlin 1930.

WEFELSCHEID, H., Über die Biologie und Anatomie von *Plea minuiissima* LEACH. Zool. Jahrb. Vol. 32. Syst. Geogr. Biol. 1912.

—, Zur Ökologie der aquatilen Rhynchoten. Verh. naturhist. Ver. Rheinl. Westf. Jahrg. 76. 1919.

Wesenberg-Lund, C., Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süsswasserinsekten. Fortschr. d. naturw. Forschung. Bd. 8.

---, Insektlivet i ferske Vande. Copenhagen 1915.

ZETTERSTEDT, J. W., Insecta Lapponica. 1840.